Studien über die Familie der Podostemaceae[1])

von

Prof. Dr. Eug. Warming in Stockholm.

(Vergl. Bot. Jahrb. II, p. 360 ff. u. Taf. II.)

(Mit 5 Holzschnitten.)

II. Die Vegetationsorgane von Castelnavia princeps Tul. et Wedd.

Diese Pflanze wurde beschrieben als dichotom getheilter Thallus (frons), der echter Blätter zu ermangeln scheint. (Vergl. Weddell in DC. Prodr. XVII. p. 30.) Diese Beschreibung findet ihren Grund darin, dass von Weddell alte, vom Wasser entblätterte Exemplare untersucht wurden. Junge Pflanzen dagegen besitzen mehrere Centimeter lange, zierlich zerschlitzte Blätter, welche auf dem ausgeschweiften Rande der fleischigen, unregelmäßigen dichotomen »frons« stehen, die anfangs rinnenförmig ist, später aber sich abplattet und mit ihrer ganzen Unterseite dem Substrat anhaftet. Dieser Thallus (frons) ist in Wirklichkeit ein complicirtes Gebilde, bestehend aus stark dorsiventralentwickelten Stammtheilen und den Basaltheilen am Grunde verwachsener Blätter, wie bei Podostemon Ceratophyllum und Mniopsis (Fig. 1, p. 218). Die zu Grunde liegende Verzweigung ist eine gewöhnliche dichotome Cyma, an der jede Axe je nach ihrer Ordnung ein bis mehrere Blätter trägt und mit einer Blüte abschließt. Die Blätter stehen abwechselnd an den Seiten des flachen Sprosses und die Ebene ihrer Spreite fällt in die Dorsiventralebene, indem die Bauchseite der Rückenseite des Sprosses zugekehrt ist. Die Zweige entstehen wie bei den früher behandelten Formen am notoskopen Grunde des Mutterblattes und ihr erstes Blatt bricht an der dem Muttersspross abgewandten Seite hervor. — Jeder Spross endet also mit einer Blüte, doch

1) Eug. Warming, Familien Podostemaceae. Studier af—. II. Afhandl. Videnskabs Selskabets Skrifter. 6 Räkke. Naturvidenskabelige og mathematiske Afdeling. II. 3. Kjöbenhavn 1882. p. 79—130. 9 Tafl. 4to. Avec un résumé et une explication des planches en français.

wird dieselbe bald eingeschlossen von den verwachsenden Basaltheilen der Blätter ihres Sprosses, so dass sie später tief im Gewebe der frons liegt und man nur durch einen ziemlich langen, engen Canal zu ihr gelangen kann. Zur Blütezeit aber durchbrechen sie das umhüllende Gewebe und erscheinen auf der dorsalen Seite der frons, der um diese Zeit meist seine Blätter verloren hat. Die Fructification fällt in den Beginn der warmen Jahreszeit und nach ihrer Beendigung vertrocknet und bleicht die ganze Frons. In den Blütenhöhlen finden sich dann Kapselreste. Die Entwicklung des Blattes gleicht der von Podostemon.

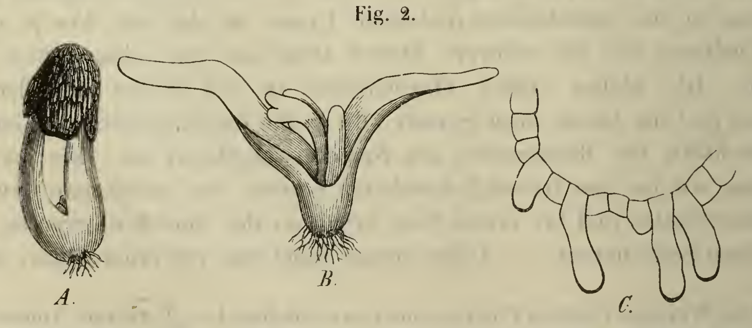
Fig. 1.



Castelnavia princeps Tul. et Wedd. *A* in natürlicher Größe, *B* auf 2/3, *C* auf 1/2 reducirt. *A* Theil einer jungen Pflanze, von der Bauchseite gesehen; *a*, *c*, *d* Blätter des nach links gerichteten Sprosses, β und γ die ersten Blätter eines andern Sprosses. *B*. Unterer Theil einer älteren Pflanze, schematisch in einer Ebene dargestellt und von der Bauchseite gesehen, auch durchsichtig gedacht, so dass man alle die Blüten einschließenden Höhlungen (1—14) und die zu ihnen führenden Canäle sieht. *a* und *b* Blätter der Hauptaxe (2), *a* Mutterblatt des größeren Sprosses 3, welcher die beiden Blätter a^1 und a^2 trägt; *b* Mutterblatt des Sprosses 4, zu welchem die Blätter b^1 und b^2 gehören. Ferner ist a^1 Mutterblatt für Spross 5 mit den Blättern y^1 und y^2, a^2 für Spross 6 mit den Blättern α und β, *b* für Spross 7 mit den Blättern *m* und *n*, b^2 für Spross 8 mit dem Blatt *o*.

Kieseleinlagerungen fehlen. Das Grundgewebe ist ein großzelliges, dünnwandiges Parenchym, das um die Gefäßbündel collenchymatisch entwickelt ist. Diese letzteren enthalten Cambiformzellen, Siebröhren und Tracheiden. Der stark negativ heliotropische »Thallus« haftet dem Substrat mit Wurzelhaaren und Hapteren sehr fest an. Diese letzteren finden sich blos an den Axen

Fig. 2.



Castelnavia princeps Tul. et Wedd. *A*. Keimling aus der Samenschale heraustretend, dreimal vergrößert. *B*. Keimpflanze, von der Rückenseite gesehen, die Oberseite der Cotyledonen ist dem Beschauer zugewendet. *C*. Längsschnitt durch das hypocotyle Glied, dessen Oberhautzellen zu Hafthaaren auswachsen.

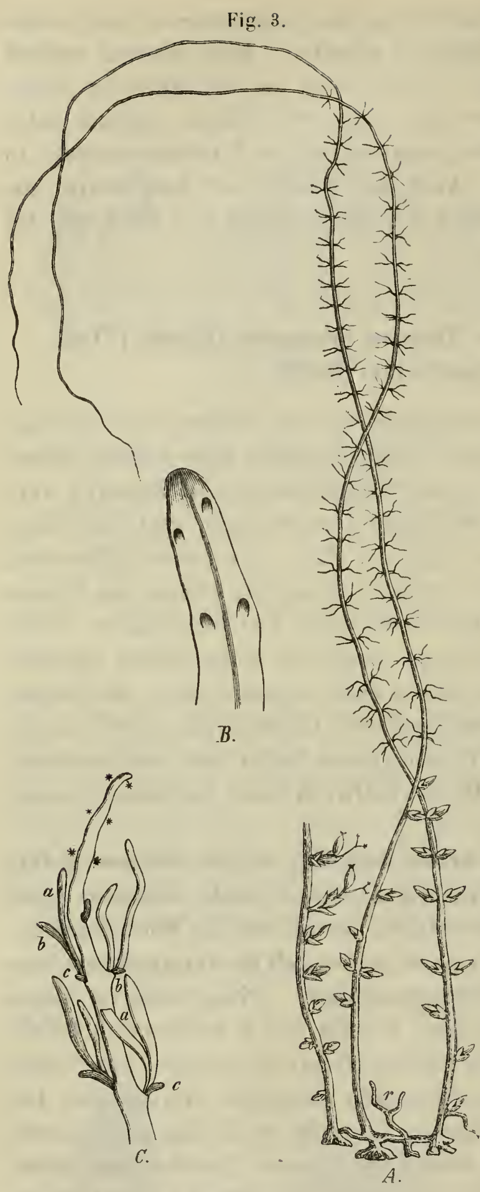
und werden in der zweiten Abhandlung im Gegensatz zu der ersten nicht mehr für metamorphosirte Wurzeln gehalten. Eine Wurzel endlich scheint Castelnavia zu fehlen, da sich auch bei der Keimung keine Hauptwurzel entwickelt, sondern das hypocotyle Glied sogleich zahlreiche Wurzelhaare bildet, welche hauptsächlich als Fixationsapparate zu wirken scheinen (Fig. 2, p. 218). Auch der Embryo ist dorsiventral abgeplattet und die Cotyledonen älterer Keimlinge liegen wie das Laub der fertigen Pflanze.

III. Vegetationsorgane von Dicraea elongata (Gardn.) Tul. und D. algaeformis Redd.

Diese Pflanzen besitzen im Gegensatz zu der vorigen zwei Formen von Wurzeln. Die auf dem Substrate hinkriechenden sind ähnlich denen von Podostemon und Mniopsis mit Wurzelhaaren und Hapteren versehen und scheinen unbegrenztes Wachsthum zu besitzen und die Fähigkeit, Wurzelsprosse zu produciren (Fig. 3, p. 220). An ihnen bildet sich dann die zweite Wurzelform, die verticalen Wurzeln, welche im Wasser wie viele an Felsen seitlich befestigte Meeresalgen frei schwimmen. Diese Wurzeln sind schwach dorsiventral und tragen an ihren Seiten Sprosse, deren untere blühen, während die oberen blos vegetativ sind; ihr Wachsthum ist begrenzt; ihre Zellen enthalten viel Chlorophyll, selbst in der Epidermis (Fig. 4, p. 221). Bei D. elongata findet sich eine vollständige Wurzelhaube, dagegen bei D. algaeformis ist sie dorsal, nagelförmig und unbedeutend.

Was die Verzweigung der Wurzeln betrifft, so hält Warming dafür, dass die Seitenwurzeln, wenn sie nicht ganz exogen sind, höchstens unter 3 Zellschichten von außen angelegt werden, ebenso wie die Wurzelsprosse. Das Gewebe der Wurzel ist parenchymatös, ermangelt der Intercellulargänge und wird um die Gefäßbündel collenchymatisch. Diese letzteren haben keine Schutzscheide. Der Axencylinder besteht aus 2 collateralen Gefäßbündeln, deren Phloem dorsal, deren Xylem, oft nur aus wenigen Tracheiden bestehend, ventral liegt. Die Zweitheiligkeit desselben erweist sich besonders an jungen Wurzeln. An älteren Wurzeln ist sie dagegen dadurch verwischt, dass das ursprünglich trennende Gewebe gleiche Beschaffenheit angenommen hat. Im Weichbast finden sich neben den Siebröhren immer gleichlange protoplasmareiche Parenchymzellen (»Geleitzellen« von Wilhelm).

Die Wurzelsprosse sitzen lateral, oft paarweise und werden unterhalb der beiden äußeren Zellenlagen der Wurzel angelegt; mit dem Axencylinder treten sie erst später in Verbindung. Die bedeckenden Zellschichten werden endlich durchbrochen, aber die nur vegetativen Sprossen, d. h. die oberen, bleiben rudimentär; die unteren zur Blüte gelangenden Sprosse

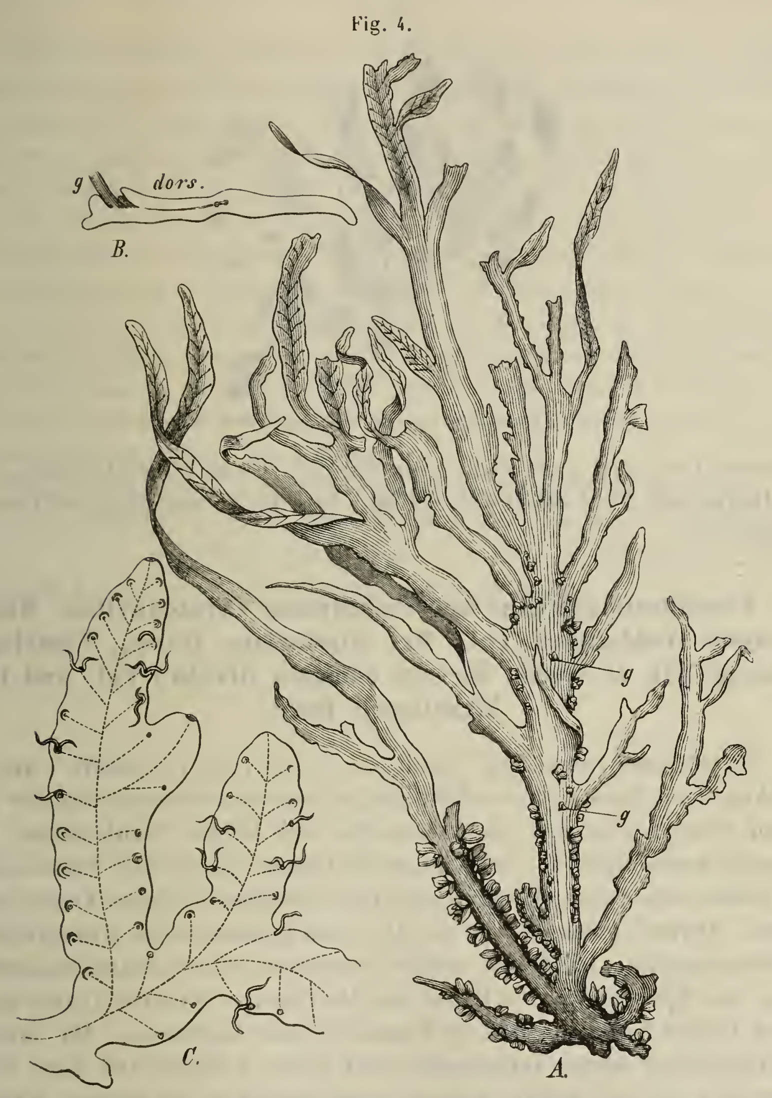


Dicraea elongata (Gardn.) Tul. *A.* Pflanze in natürlicher Größe mit 3 verticalen blütentragenden Wurzeln, welche im Wasser fluten und von einer horizontal kriechenden Wurzel ausgehen. *B.* Wurzelende mit einer Haube und 4 Sprossen, welche ihre Hülle noch nicht durchbrochen haben, im Längsschnitt, stark vergrößert. *C.* Wurzelende (5mal vergrößert) mit 5 Sprossen verschiedenen Alters, welche ihre Hülle durchbrochen haben und mit 7 anderen, durch ein Sternchen bezeichneten, welche noch von der Wurzel eingeschlossen sind. Das älteste Blatt jedes Sprosses (*a*) ist vom Beschauer am meisten entfernt.

dagegen entwickeln mehrere laterale Blätter, die schwertförmig sind und eine große kahnförmige, lange bestehende Scheide bilden. Die Entwicklung dieser Sprosse scheint von oben nach unten zu erfolgen. Durch Vergleich der vegetativen Organe der untersuchten Podostemaceen gelangt man, von Pod. Ceratophyllum ausgehend, zu folgenden Resultaten: Von dieser Art mit wohlentwickelten Zweigen und großen Blättern, welch letztere, trotz des Chlorophyllgehaltes der Wurzeln, als Hauptassimilationsorgane anzusehen sind, gehen zwei divergirende Formenreihen aus. Der ersten gehört blos Castelnavia an, welcher Wurzeln gänzlich fehlen. In die zweite Reihe gehören zuerst die beiden Mniopsis, mit flacher unbegrenzt fortwachsender Wurzel, aber weniger reichlich beblätterten Zweigen und weniger starker Verästelung, als bei Podostemon. Bei Dicraea elongata treten die Sprosse noch mehr zurück und die fädigen »Verticalwurzeln« sind chlorophyllreich, während ihre Sprosse in dieser Beziehung ohne Bedeutung sind. Bei Dicraea algaeformis endlich werden diese Verticalwurzeln bandförmig, sind womöglich noch reicher an Chlorophyll als jene und ihre Sprosse in assimilatorischer Richtung noch werthloser als bei jener. So tritt also in dieser Reihe die Wurzel immer mehr in die Functionen des Stammes und der Blätter.

Ich hätte sicher noch viel zur Vervollständigung obiger Beobachtungen hinzuzufügen, doch habe ich jetzt nur trockenes Material zur Verfügung,

Fig. 4.

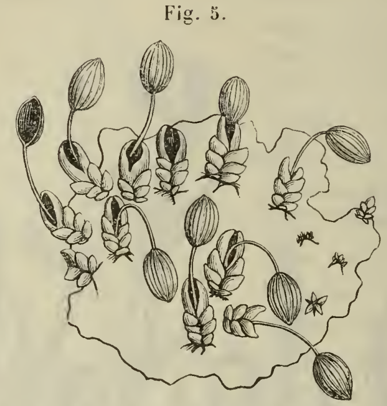


A. Dicraea stylosa Wight; 3/4 der natürlichen Größe, *gg* Sprosse, welche an der Rückenseite der flachen bandartigen Wurzel entstehen. *B.* Dicraea algaeformis Beddome; Querschnitt (vergrößert) einer Wurzel in ihrem flachsten Theil; *g* Spross, wohin sich ein Leitbündel von dem deutlich binären Centralcylinder begiebt; dors. Rückenseite. *C.* Dieselbe Pflanze; Fragment einer Wurzel (zweimal vergrößert), ausgebreitet, um die Verzweigung der Gefäßstränge zu zeigen. Bei mehreren Sprossen treten die ersten Blätter auf.

welches mir nicht gestattet, die Analogie so weit zu führen, als ich wünsche. Formen wie Hydrobryum olivaceum (Gardn.) Tul. [Fig. 5] sind offenbar extrem; das thalloidische, gelappte und zweifellos grüne, auf dem

Substrat ausgebreitete Gebilde, das offenbar endogene Blütensprosse nicht mehr an den beiden Seiten, sondern ordnungslos auf der ganzen Oberfläche

Fig. 5.



Hydrobryum olivaceum (Gardn.) Tul. dreimal vergrößert.

zerstreut trägt, ist ganz sicher eine Wurzel. Es ist wahrscheinlich, dass die Haube sich nicht entwickelt hat und dass die Verzweigung vollkommen exogen ist.

IV. Fructificationsorgane bei Podostemon Ceratophyllum Michx., Mniopsis Weddelliana Tul., Mn. Glazioviana Warm., Castelnavia princeps Tul. et Wedd., Dicraea elongata (Gardn.) Tul. und Dicr. algaeformis Bedd.

Die Blütenentwickelung wurde an Castelnavia studirt. Auf der halbkugeligen Stammspitze erhebt sich zuerst das Involucrum von der ventralen Seite beginnend; dann entstehen die beiden Staubblätter, hier schwach monadelphisch, nach ihnen die beiden sogenannten Staminodien, die jedoch sicher Perigonblätter sind und also einem tieferen Kreise angehören. Darauf verlängert sich die Axe, und Placenta nebst Ovarialwänden werden angelegt. Die Ovula endlich entstehen in acropetaler Reihenfolge unter der Epidermis. Die Ovula von Mniopsis Weddelliana haben einen kurzen Funiculus und sind anatrop oder amphitrop. Ihr äußeres, 3 Zellschichten starkes Integument wird zuerst gebildet und seine Zellen füllen sich früh mit Stärke. Letztere verschwindet in den Samen, während die Zellen der äußersten Schicht eine schleimige, in Wasser stark quellende Substanz enthalten. Das innere Integument bildet sich nur in der Oberhaut und besteht aus zwei Zelllagen mit dunkelfarbigen Zellwänden. Der Nucleus besteht anfangs aus drei in einer Reihe gelegenen Zellen. Er differenzirt sich in 2 Theile, von denen der obere birnförmige, aus der obersten jener 3 Zellen entstanden, sich über das innere Integument mit seiner Epidermis erhebt. Er liefert den Embryosack. Der untere Theil

des Nucleus wächst ohne Zelltheilungen sehr in die Länge und Breite und bildet zuletzt eine ellipsoide Höhle, in der man nur hier und da dünne Scheidewände bemerkt und die zuletzt vom Embryo vollständig erfüllt wird.

Die Embryobildung wurde bei Mniopsis Weddelliana verfolgt. Anfangs scheint sich immer ein kleiner wenigzelliger Proembryo zu bilden. Die obere Zelle verschwindet, die untere (organisch die obere) theilt sich durch eine Querwand in die Hypophyse, welche später durch verticale Wände getheilt wird und in die embryonale Zelle, in welcher zuerst die Oberhaut der Bauchseite der Cotyledonen und eine kleine Zellgruppe, die man als Basis der epicotylen Axe ansehen kann, angelegt werden. Zwischen der diese Elemente enthaltenden Etage und der Hypophyse liegt eine andere, in der die Oberhaut der Rückenseite der Cotyledonen, das Mesophyll derselben und der Anfang des hypocotylen Stengelgliedes angelegt werden.

Die squamulae oder Staminodien der Autoren besitzen besonders an der Spitze große Intercellulargänge, die so zahlreich werden können, dass das Ganze ein spongiöses Ansehen hat.

Was das Diagramm der Podostemaceen-Blüte betrifft, so stehen die beiden Staubblätter immer an der ventralen Seite der Blüte, die Carpelle befinden sich in der Medianebene und die beiden endständigen Narben sind in der Knospe gegen das Andröceum hin geneigt.